

УДК 578.895.122.1

**ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СЕМЕЙСТВА TETRAONCHIDAE
(PLATYHELMINTHES: MONOGENEA)**

© П. И. Герасев

Для 20 видов тетраонхид и 2 внешних групп с использованием 34 морфофункциональных признаков, формализованных в программе NDE и в рамках кладистических программ PAUP* 4.0b9 и Winclada, методом максимальной парсимонии построены филогенетические деревья, демонстрирующие кладистический филогенез семейства и позволяющие обсудить паразито-хозяинные отношения этих червей и рыб, а также подойти к формированию таксономической структуры этого семейства моногеней.

Паразитические черви сем. Tetraonchidae (Monogenea) обнаружены на 2 семействах (Esocidae, Salmonidae), относящихся к разным отрядам (Nelson, 1994) надотряда Protacanthopterygii пресноводных рыб. Это относительно малочисленная и морфологически монотонная группа, включающая 21 вид, которые относятся к 2 родам (Герасев, 1998). Видовой состав тетраонхид изучен достаточно полно; наиболее подробная сводка по мировой фауне этих моногеней, включающая 20 видов, приведена Гусевым и Пугачевым (1985) в «Определителе паразитов пресноводных рыб фауны СССР». Обзор публикаций, посвященных систематике Tetraonchidae, дан в работе Герасева (1998). Существует две точки зрения на систематику тетраонхид. Согласно ряду авторов, семейство является монотипическим (Стрелков, 1963; Гусев, Пугачев, 1985; Ergens, 1971 a, b), тогда как другие исследователи разделяют его на 2 рода *Tetraonchus* Diesing, 1858 и *Salmonchus* Spassky et Roytman, 1958 (Спасский, Ройтман, 1958; Герасев, 1998). В то же время, учитывая особенности морфологии тетраонхид и приуроченность отдельных групп этих червей к разным семействам рыб (Гусев, Пугачев, 1985; Герасев, 1998), структура семейства представляется более сложно организованной. Однако специальных исследований, посвященных филогении семейства, в том числе с применением методов парсимониальной кладистики, до настоящего времени не проводилось.

Настоящая работа посвящена моделированию филогенеза сем. Tetraonchidae с кладистических позиций на основе морфофункциональных признаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для исследования послужила фондовая коллекция Зоологического института РАН (С.-Петербург, Россия), которая включает 20 из 21 вида, описанного в данном семействе. В анализ не попал *Tetraonchus loftusi*

Dechtiar, 1972 с *Esox masquingi* (Esocidae) из Канады, являющийся, по нашему мнению, sp. inquirenda. Подробные описания и рисунки этих видов приведены в работе Гусева и Пугачева (1985). Кроме того, нами был включен в анализ *Tetraonchus strelkowi* (2 формы *T. roytmani* из «Определителя...», рис. 400, В, Г), описание которого находится в статье Пугачева и Русинек (2003). Приведенный в «Определителе...» *Tetraonchus* sp. с ручьевой форели из Болгарии (по препарату Д. Какачевой и И. Недевой) позже был описан как *T. gussevi* Kakacheva-Avramova et al., 1986. Включенный в «Определитель...» *Tetraonchus* sp. II Ergens, 1971 использован как *Tetraonchus* sp. 2.

В качестве признаков для анализа в основном использованы детальные особенности строения хитиноидных структур тетраонхид (см.: Гусев, Пугачев, 1985). В качестве ближней внешней группы был привлечен *Sundanonchus tomanorum* Kritsky et Lim, 1995 — представитель сем. Sundanonchidae, которое считается сестринским сем. Tetraonchidae (Kritsky, Lim, 1995). В качестве дальней — *Dactylogyrus amphibothrium* Wagener, 1857 (Dactylogyridae), относящийся к другому подотряду дактилогиридей (Boeger, Kritsky, 1993).

Плезиоморфное состояние признаков кодировалось как 0, апоморфное как 1. В случае наличия у признака нескольких состояний строился направленный ряд изменений признака. При наличии полиморфных признаков (когда несколько состояний встречаются у одного вида) мы использовали «sensitive approach», т. е. включали в матрицу только то состояние, которое считали плезиоморфным. Правомерность такого подхода и его преимущество по сравнению с «полиморфным» кодированием были показаны в статье Симмонса и Геслера (Simmons, Geisler, 2002). Аутопоморфные (неинформативные) признаки также были включены в матрицу, и хотя они не влияют на характер ветвления, они могут быть полезными для будущей реконструкции эволюционного процесса (Yeates, 1992). Поскольку эти признаки влияют на величину индекса консистенции (CI), мы использовали индекс консистенции, подсчитанный без аутопоморфий. Таким образом, задействованная в работе матрица включает 34 признака и 22 вида (см. таблицу). Признаки не ордировались и не взвешивались.

Кладистический анализ проводился с помощью программы RAUP* 4.0b9 (Swofford, 1998). Поскольку число задействованных в анализе таксонов превысило 19, была использована эвристическая стратегия поиска с TBR опцией, повторенной 100 раз для минимизации вероятности нахождения локальных оптимумов.

Полученная кладограмма тестировалась с помощью РТР теста (Faith, Cranston, 1991) на отсутствие кладистической ковариации. Величина ее индекса консистенции оценивалась по формуле $CI_{\text{expected}} = 0.90 - 0.022 (\text{число таксонов}) + 0.000213 (\text{число таксонов})^2 = 0.519$ (Sanderson, Donoghue, 1989).

Для оценки устойчивости отдельных ветвей кладограммы был проведен Bootstrap анализ (100 репликаций, эвристический поиск).

Анализ расположения признаков на древе и его построения осуществлялся с помощью программы WINCLADA (Nixon, 1999).

Признаки, используемые в анализе

1. Веерообразные дорсальные пластинки (здесь и далее — см.: Гусев, Пугачев, 1985; рис. 389—410): крупные склеротизованные (0); крупные слабоаметные (1); маленькие петлеобразные (2) (см. таблицу) $1.0/1.0 = CI/CI$ — индекс консистенции до и после перевешивания признаков.

Матрица признаков, используемых при филогенетическом анализе сем. Tetraonchidae
Data matrix used in the phylogenetic analysis of the family Tetraonchidae

Виды	Признаки																																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
<i>D. amphibothrium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>S. tomanorum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>monenteron</i>	2	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>borealis</i>	2	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>variabilis</i>	1	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>grumosus</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	1	2	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0
<i>alaskensis</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	1	2	0	0	2	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0
<i>skrjabini</i>	0	0	1	1	2	3	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>rogersi</i>	0	0	1	2	2	0	1	1	0	0	0	2	0	1	1	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>roytmani</i>	0	0	1	2	2	1	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>strelkowi</i>	0	0	1	2	2	1	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>spasskyi</i>	0	0	1	2	1	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>lenoki</i>	0	0	1	2	2	3	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>pseudolenoki</i>	0	0	1	2	2	2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>huhonis</i>	0	0	1	2	2	3	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>oncorhynchi</i>	0	0	1	1	1	2	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	
<i>awakurai</i>	0	0	1	1	0	4	0	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	
<i>gvosdevi</i>	0	0	1	3	1	4	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>ergensi</i>	0	0	1	2	0	4	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	
<i>kifae</i>	0	0	1	2	2	1	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	
<i>gussevi</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0
sp. 2	0	0	1	2	2	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	1	2	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0

Мы согласны с мнением Эргенса (Ergens, 1971 b) о том, что эти пластинки являются склеротинизированными концами мышц, связывающими внутренние гребни дорсальных крючьев (Герасев, 1989).

2. Вентральные соединительные пластинки: бабочковидная (0); бабочковидная редуцированная (1). 1.0/1.0.

Несомненно происхождение редуцированной бабочковидной пластинки от типичной бабочковидной.

3. Вентральная соединительная пластинка прямая или V-образная с расширением посередине: отсутствует (0); имеется (1). 0.5/0.5.

Морфологические связи этого типа пластинки с бабочковидной пластинкой не прослеживаются, в связи с чем мы выделяем этот морфотип в отдельный признак.

4. Поддерживающая часть копулятивного органа: закрученная, обвивает трубку до обхвата, и трубка копулятивного органа проходит через отверстие поддерживающей части (0); прямая, без обвивания, заканчивается когтем, трубка проходит через отверстие поддерживающей части (1); начало палкообразное, отверстие небольшое, конечная часть ложкообразно расширена (2); палкообразная без отверстия (3). 0.6/0.5.

5. Трубка копулятивного органа: прямая с легким изгибом (0); с изгибом без опорного отростка (1); с изгибом и опорным отростком (2). 0.5/0.4.

6. Стержень и острие обоих срединных крючьев: стержень и острие формируют единое массивное распрямленное лезвие (0); тонкое распрямленное лезвие (1); средней длины стержень и короткое острие (2); длинный стержень и короткое острие (3); длинный стержень и короткое отогнутое острие (4). 0.571/0.667.

Направленные ряды изменений признаков № 6—8 обоснованы в работах Герасева (1981, 1989, 1990) и Пугачева (1988).

7. Стержень и острие только брюшных срединных крючьев: массивное лезвие отсутствует (0); присутствует (1). 1.0/1.0.

8. Стержень и острие только спинных срединных крючьев: средней длины стержень и отогнутое короткое острие отсутствует (0); присутствует (1). 1.0/1.0.

9. Базальная часть обоих срединных крючьев: исчерченность отсутствует (0); присутствует (1). 0.5/0.5.

Можно предположить, что исчерченность базальной части (и отростков) срединных крючьев тетраонхид трансформируется в гребни, к которым прикрепляются мышцы (Герасев, 1998), но блочная мышечная система диска (Kearn, 1966), где имеется такое соединение, описано только для *T. monenteron*. Более того, характерной чертой этой системы является наличие первого блока, которым является «шарообразное образование» (Kearn, 1966; Герасев, 1998) (см. признак 34). Последнее отмечено только для *T. monenteron* и *T. borealis*, что позволяет предположить сходство мышечного аппарата их прикрепительных дисков. Так как шарообразное образование отсутствует в дисках других тетраонхид, то весьма вероятно, что у них имеется другой тип мышечного аппарата диска. Поэтому мы не объединяем исчерченность и наличие гребней в один признак.

10. Базальная часть обоих срединных крючьев: узкая (0); средней ширины (1); широкая (2). 0.667/1.0.

С нашей точки зрения, направленность изменения этого признака определена основным направлением эволюции срединных крючьев тетраонхид, связанным с формированием у них именно широкой базальной части крючьев.

11. Базальная часть только брюшных срединных крючьев: широкая (0); средняя (1); узкая (2) (последнее состояние признака отсутствует). 1.0/1.0.

Направленные ряды признаков 11, 12 одинаковы для выявления факта отсутствия у брюшных крючьев узкой базальной части, а у спинных — широкой. Здесь за плезиоморфное состояние в обоих случаях признается наиболее широко распространенная черта. «Широкая» базальная часть у вентральных крючьев тетраонхид соответствует, по нашим представлениям, их способности закрепляться защемлением (острия направлены навстречу друг другу), а у спинных «средняя» — распорным закориванием (острия разворачиваются в стороны) (Герасев, 1998).

12. Базальная часть только спинных срединных крючьев: широкая (0); средняя (1); узкая (2) (первое состояние признака отсутствует). 0.5/0.667.

13. Угол между стержнем и острием обоих срединных крючьев: меньше 90° (0); примерно 90° (1); больше 90° (2). 0.333/0.333.

Направленные ряды изменений признаков № 13—17 обоснованы Пугачевым (1988).

14. Угол между стержнем и острием только брюшных срединных крючьев: угол больше 90° не отмечен (0); имеется (1). 1.0/1.0.

15. Угол между стержнем и острием только у спинных срединных крючьев: угол примерно равный 90° не отмечен (0); имеется (1). 1.0/1.0.

16. Соотношение длины отростков у брюшных срединных крючьев: примерно равные (0); внутренний меньше наружного (1); внутренний больше наружного (2). 0.4/0.4.

17. Соотношение длины отростков у спинных срединных крючьев: примерно равные (0); внутренний меньше наружного (1); внутренний больше наружного (2). 0.286/0.286.

18. Длина внутреннего отростка брюшных срединных крючьев: короткий (0); длинный (1). 0.25/0.2.

19. Длина наружного отростка брюшных срединных крючьев: короткий (0); длинный (1). 0.25/0.2.

20. Длина внутреннего отростка спинных срединных крючьев: короткий (0); длинный (1). 0.2/0.2.

21. Длина наружного отростка спинных срединных крючьев: короткий (0); длинный (1). 0.2/0.167.

22. Ширина внутреннего отростка брюшных срединных крючьев: узкий (0); широкий (1). 0.5/0.333.

23. Ширина наружного отростка брюшных срединных крючьев: узкий (0); широкий (1). 0.333/0.333.

24. Ширина внутреннего отростка спинных срединных крючьев: узкий (0); широкий (1) (последнее состояние признака отсутствует). 0/0.

25. Ширина наружного отростка спинных срединных крючьев: узкий (0); широкий (1). 0.333/0.5.

26. Узкая вырезка между отростками брюшных срединных крючьев: мелкая (0); глубокая (1) (первое состояние признака отсутствует). 1.0/1.0.

27. Широкая вырезка между отростками брюшных срединных крючьев: мелкая (0); глубокая (1). 0.333/0.333.

28. Узкая вырезка между отростками спинных срединных крючьев: мелкая (0); глубокая (1) (первое состояние признака отсутствует). 0.2/0.2.

29. Широкая вырезка между отростками спинных срединных крючьев: мелкая (0); глубокая (1). 0.5/0.5.

30. Число срединных крючьев: одна пара (0); две пары (1). 1.0/1.0.

Направленные ряды изменений признаков № 30—32 обоснованы Герасевым (1990, 1991, 2001, 2002).

D. amphibothrium имеет дорсальные срединные крючья, но у всех дактилогирусов они негомологичны таковым 4-крючковых дактилогирид (s. 1.), потому что закладываются, как вентральные, а затем разворачиваются на дорсальную сторону диска (Герасев, 1990). Более того, их нельзя гомологизировать и с вентральными срединными крючьями 4-крючковых червей, так как последние остаются на исходной стороне диска. И наконец, у дактилогирусов срединные крючья выступают антагонистами 1—2 пар краевых крючьев, связанных мышцами с вентральной дополнительной пластинкой и расположенных на вентральной стороне диска (Герасев, 1991, 2001, 2002). У 4-крючковых же тетраонхид описана мышечная связь между обеими парами срединных крючьев (Герасев, 1998). Таким образом, всем признакам, связанным со срединными крючьями *D. amphibothrium*, присвоено плезиоморфное состояние (см. таблицу).

31. Число пластинок в прикрепительном диске: одна (0); две группы — пара дорсальных веерообразных и одна вентральная соединительная (1). 1.0/1.0.

32. Число краевых крючьев: 16 (0); 14 нормально развитых и 2 рудиментарных (булавковидные структуры) (1). 1.0/1.0.

33. Строение кишечника: одностольный (0); двустольный, замкнутый в кольцо (1). 1.0/1.0.

Ряд изменений признака приведен по Быховскому (1957).

34. «Шарообразное» образование (первый блок мышечного аппарата диска, по: Kearn, 1966; Герасев, 1998) у внутреннего отростка брюшных срединных крючьев: отсутствует (0); присутствует (1). 1.0/1.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На первом этапе анализа были получены 2 максимально экономных дерева со следующими параметрами: длина дерева = 96, CI = 0.4118, RI = 0.6403 и RC = 0.3033. Индекс консистенции полученного дерева 0.4737. РТР тест показал, что нулевая гипотеза об отсутствии кладистической ковариации может быть отвергнута с высоким уровнем вероятности ($P < 0.01$). Консенсусное дерево изображено на рис. 1. Его структура вполне интерпретируема в отношении как имеющихся воззрений на систематику семейства, так и исходя из паразито-хозяйных связей тетраонхид и рыб. Монофилия сем. Tetraonchidae поддерживается 3 признаками: 5, 19 и 23 (рис. 2). Виды монофилетического рода *Tetraonchus* (*monenteron* и *borealis*) занимают позицию в основании кладограммы (уникальные признаки 1 и 34). Род *Salmonchus* (все остальные тетраонхиды) распадается на 3 группы. 1-я из них представлена единственным видом *S. oncorhynchi* — паразитом мальков симы (*Oncorhynchus masou*). 2-я (*S. variabilis*, *S. gussevi*, *S. grumosus* и *S. alaskensis*) связана в основном с сиговыми рыбами и поддерживается двумя уникальными синапоморфиями (признаки 1 и 2). Последняя, 3 группа, является наиболее многочисленной, и ее виды приурочены собственно к лососевым рыбам (рис. 1). Эта группа поддерживается двумя признаками 4 и 21 (рис. 2) и распадается на 3 подгруппы и 3 несгруппированных вида: *S. awakurai*, *S. gvosdevi* и *S. ergensi*. 1-я подгруппа включает *S. spasskyi*; 2-я представлена 5 видами (*S. sp. 2*, *S. kifae*, *S. roymani*, *S. rogersi* и *S. strelkowi*), а 3 включает 4 вида: *S. huhonis*, *S. pseudolenoki*, *S. skryabini* и *S. lenoki*. Все представите-

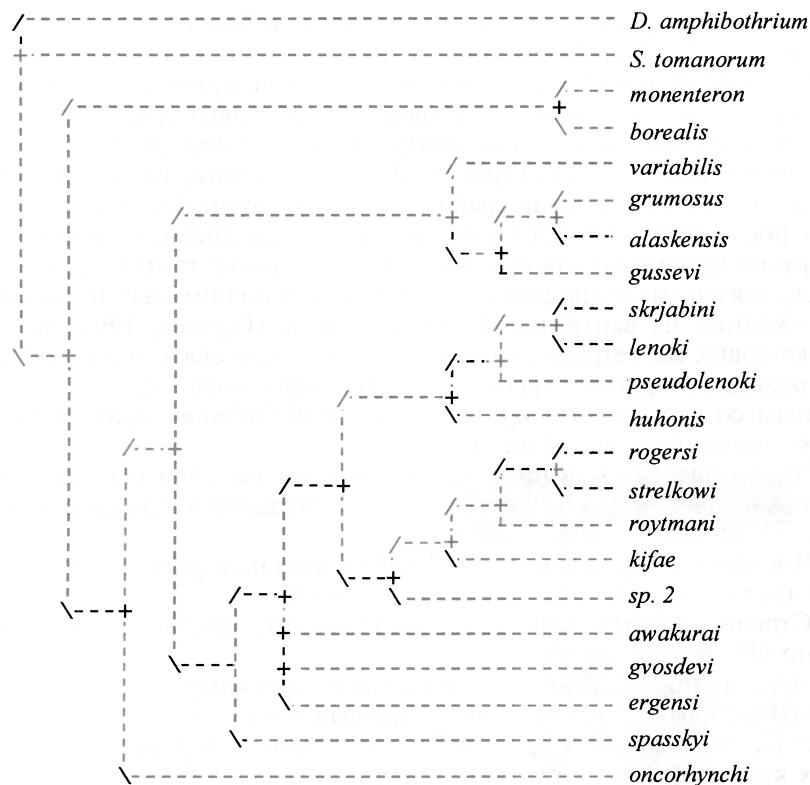


Рис. 1. Кладограмма сем. Tetraonchidae, построенная в программе PAUP 4.0b9.

Fig. 1. Cladogram of the family Tetraonchidae reconstructed by the software PAUP 4.0, characters not weighted.

ли этой клады в подавляющем большинстве паразитируют на таймене и ленках.

Кладограмма, полученная в программе Winclada (рис. 2), несколько отличается от таковой, приведенной на рис. 1. Эти различия касаются разрешенности клады для 3 видов (*S. gvosdevi*, *S. ergensi* и *S. awakurai*), каждый из которых может рассматриваться как отдельная подгруппа.

Метод Bootstrap, примененный для кладограмм, полученных обоими методами (рис. 1, 2), и в том и другом случае показал неразрешенность всего древа, включая обе внешние группы, и поддержку выше 50 % только для клады рода *Tetraonchus* (*monenteron* и *borealis*) и группы червей в основном с сиговых рыб (*variabilis*, *grumosus*, *alaskensis*, *gussevi*).

Перевзвешенное на основании RC индекса признаков древо («successive weighting») дало следующий паттерн (рис. 3). В результате взвешивания было получено единственное древо с параметрами: длина = 33.41293, CI = 0.5590, RI = 0.7694 и RC = 0.5316. Индекс консистенции полученного древа 0.6910. Структура полученного древа практически не отличается от консенсуса невзвешенных деревьев, полученных на первом этапе анализа (рис. 1). Однако оказалась разрешенной клада, состоящая из 3 несгруппированных видов (*S. awakurai*, *S. gvosdevi*, *S. alaskensis*); *S. oncorhynchi* «присоединился» к кладе *S. rogersi* — *S. kifae*, а *S. spasskyi* стал относиться к кладе червей от сиговых рыб.

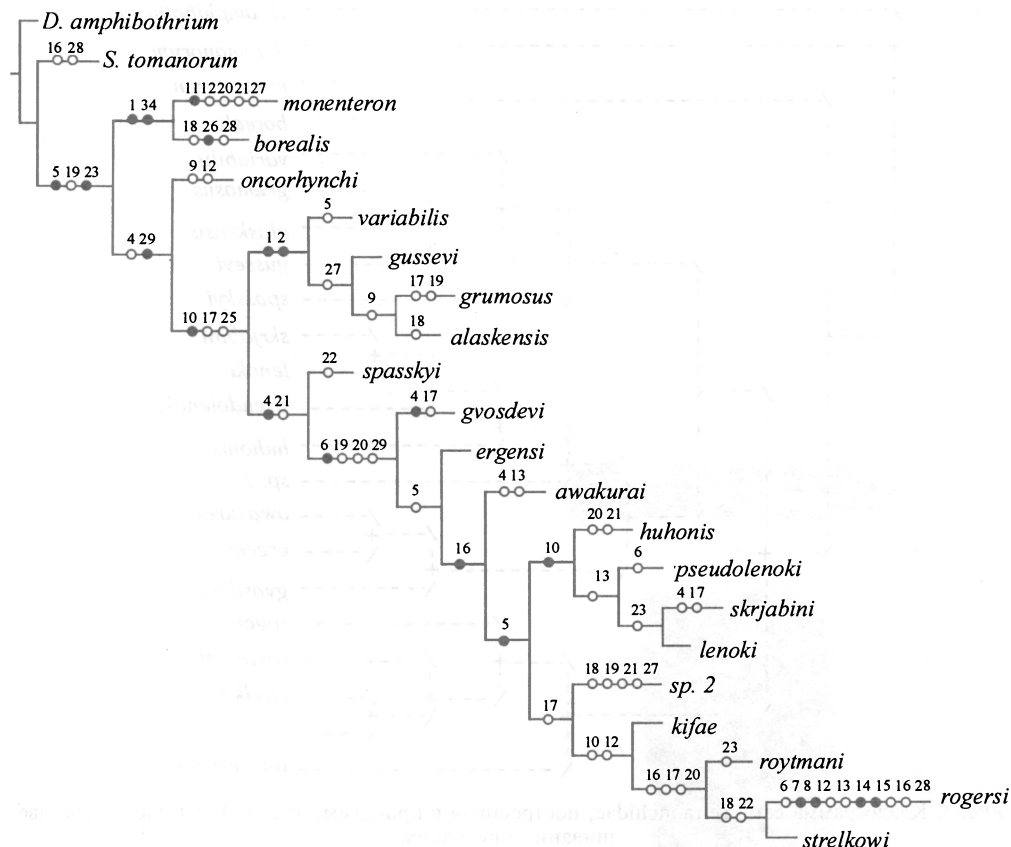


Рис. 2. Кладограмма сем. Tetraonchidae, построенная в программе Winclada.

Fig. 2. Cladogram of the family Tetraonchidae reconstructed by the software Winclada, characters not weighted.

Метод Bootstrap (рис. 4), примененный для дерева, полученного на основе взвешенных признаков (рис. 3), показал монофилию сем. Tetraonchidae (75 %), внутри которой сильную поддержку имеет род *Tetraonchus* (88 %) и группа тетраонхид (93 %) в основном с сиговых рыб (*variabilis*, *grumosus*, *alaskensis*, *gussevi*). Для большинства червей с собственно лососевых рыб поддержка ветвления кладограммы оказалась ниже 50 %, кроме группы, включающей *S. skrjabini*, *S. lenoki*, *S. pseudolenoki*, *S. huhonis* (61 %).

ОБСУЖДЕНИЕ

Монофилия сем. Tetraonchidae, выявленная методами паттерн кладизма, может быть косвенно подтверждена паразитированием его представителей на рыбах надотряда Protacanthopterygii.

Ранее в сем. Tetraonchidae было выделено 2 рода: *Tetraonchus* и *Salmonchus* (Спасский, Ройтман, 1958; Герасев, 1998). Принимая во внимание основную филогенетическую гипотезу (рис. 1–4), можно считать род *Tetraonchus* монофилетичным. Однако это не скоррелировано с обитанием *T. monenteron* на щуковых (сем. Esocidae отряда Esociformes), а *T. borealis* на хариусовых (подсем. Thymallinae, сем. Salmonidae отряда Salmoniformes). Считается, что щу-

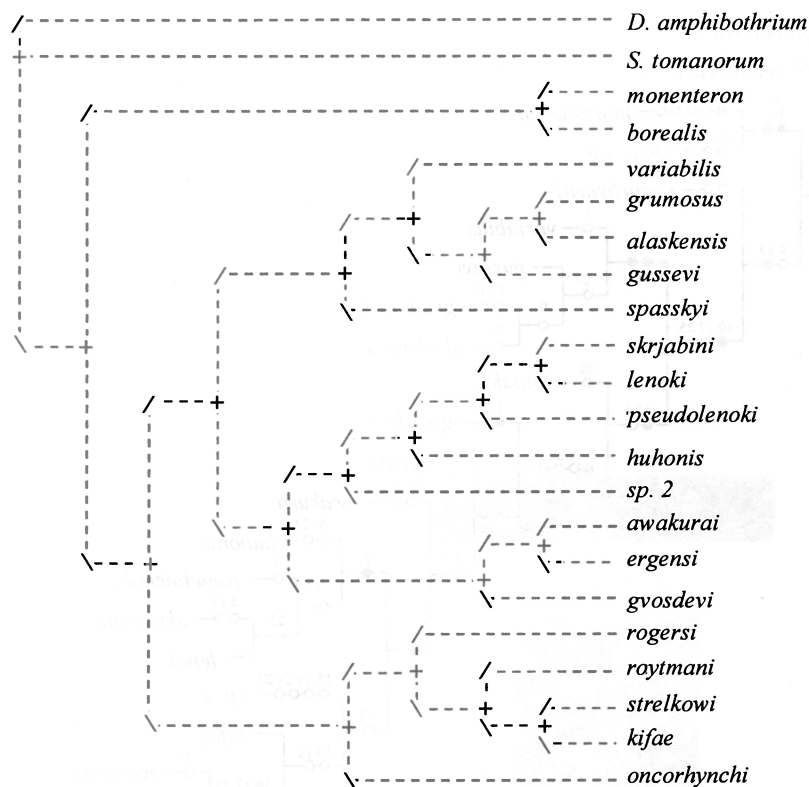


Рис. 3. Кладогамма сем. Tetraonchidae, построенная в программе PAUP 4.0b9 после перевзвешивания признаков.

Fig. 3. Cladogram of the family Tetraonchidae reconstructed by the software PAUP 4.0 after successive weighting of characters.

ковые более примитивны по отношению к лососевым (Nelson, 1994; Johnson, Patterson, 1996). Весьма вероятно, имел место переход тетраонхид со шуковых на хариусовых в рамках рода *Tetraonchus*. На это указывает наличие у обоих видов: пары однотипных дорсальных веерообразных пластинок (признак 1); бабочковидной вентральной соединительной пластинки (признак 2); поддерживающей части копулятивного органа, обвивающей трубку (признак 4); «шарообразного» образования в мышечном аппарате диска (признак 34). То есть признаков, встречающихся в пределах только рода *Tetraonchus*.

Внутренняя структура рода *Salmonchus* оказалась весьма сложной. Прежде всего отметим обособленность в виде сестринской группы по отношению ко всем остальным представителям рода и расположение в основании кладограммы рода *S. oncorhynchi*. Эта ветвь поддержана признаками 9 (исчерченность базальной части срединных крючьев) и 12 (базальная часть спинных срединных крючьев средней ширины). Обособленность *S. oncorhynchi* можно объяснить паразитированием этого вида на мальках симы (*Oncorhynchus masou*) наиболее генерализованного вида собственно подсемейства лососевых (Salmoninae), мальковая «пеструшечная» форма которых в течение первого года жизни не скатывается в море, а обитает в пресной воде. Ряд авторов рассматривает *Oncorhynchus masou* как наиболее форелеподобного лосося (Nelson, 1994). То есть как хозяин, так и его паразит могут рассматриваться в качестве исходных видов для собственно подсемейства лососе-

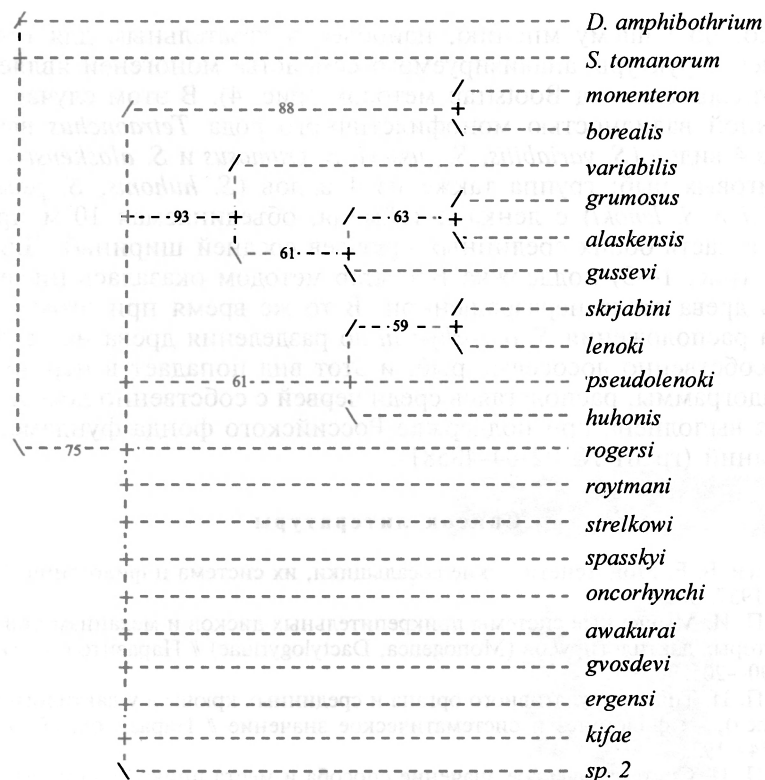


Рис. 4. Кладограмма сем. Tetraonchidae после применения Bootstrap метода.

Fig. 4. Bootstrap test of the cladogram obtained of the family Tetraonchidae by the software PAUP 4.0 after successive weighting of characters.

вых и представителей рода *Salmonchus*. Но в дальнейшем кладограмма разделяется на 2 ветви, и черви, относимые к ним, паразитируют на разных подсемействах лососевых рыб.

Клада, включающая *S. variabilis*, *S. gussevi*, *S. grumosus* и *S. alaskensis*, подержана двумя уникальными признаками (№ 1 и 2) и высоким процентом устойчивости (Bootstrap method = 93 %). Ее представители в основном обнаружены на подсемействах сиговых (Coregoninae). Исключением является *S. gussevi*, паразитирующий на ручьевой форели (род *Salmo* из подсем. Salmoninae). Показательно, что *Salmonchus variabilis* оказался в основании клады моногеней с сиговых, обитая при этом на вальвах (*Prosopium*), которые, так же как и сима, имеют «пеструшечную» форму.

Сестринская ей клада, объединяющая виды от *S. spasskyi* до *Salmonchus* sp. 2., целиком приурочена к собственно подсемейству лососевых (Salmoninae) и относящиеся к ней виды в подавляющем большинстве обитают на ленках и тайменях. Только 2 представителя этой клады *S. awakurai* (паразит мальков сима) и *S. kiffae* (паразит мальков горбуши) отмечены на рыбах рода *Oncorhynchus*.

Таким образом, если расположение *S. oncorhynchi* в основании клады моногеней с подсемейств сиговых и лососевых до разделения ее на 2 сестринские клады можно объяснить возможной «исходностью» этого вида, то встречаемость *S. gussevi*, *S. awakurai* и *S. kiffae* (в первом случае на форели, а в двух вторых — на *Oncorhynchus*), весьма вероятно, является вторичным переходом.

Однако, по нашему мнению, наиболее показательным для понимания внутренней структуры анализируемого семейства моногеней является поддержка отдельных клад Bootstrap методом (рис. 4). В этом случае наряду с несомненной валидностью монофилетичного рода *Tetraonchus* выявляется группа из 4 видов (*S. variabilis*, *S. gussevi*, *S. grumosus* и *S. alaskensis*) в основном с сиговых рыб; группа также из 4 видов (*S. huhonis*, *S. pseudolenoki*, *S. skrjabini* и *S. lenoki*) с ленка и тайменя, объединяемая 10-м признаком (базальная часть обоих срединных крючьев средней ширины). Для остальных клад (рис. 1—3) поддержка Bootstrap методом оказалась ниже 50 %, и эта часть древа стала неразрешенной. В то же время при этом снимается проблема расположения *S. oncorhynchi* до разделения древа на червей с сиговых и собственно лососевых рыб, и этот вид попадает в неразрешенную часть кладограммы, располагаясь среди червей с собственно лососевых рыб.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 02-04-48581).

Список литературы

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Наука, 1957. 502 с.
- Герасев П. И. Мышечные системы прикрепительных дисков и механизм прикрепления некоторых дактилогирисов (Monogenea, Dactylogyridae) // Паразитол. сб. 1981. Т. 30. С. 190—205.
- Герасев П. И. Типы копулятивного органа и срединных крючьев у дактилогирисов (Monogenea), их филогенез и систематическое значение // Паразитол. сб. 1989. Т. 35. С. 174—193.
- Герасев П. И. Систематическое значение способа и места прикрепления дактилогирид (Monogenea) // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 5. С. 361—368.
- Герасев П. И. Типы дополнительной пластинки дактилогирисов (Monogenea), ее функциональное и систематическое значение // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 3. С. 219—227.
- Герасев П. И. Семейство Tetraonchidae (Monogenea): структура и положение среди моногеней // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 6. С. 544—552.
- Герасев П. И. Дактилогириды (Monogenea: Dactylogyridae) с нетипичным числом срединных крючьев, их происхождение и филогенетическое значение. Оригинальные данные // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 6. С. 545—551.
- Герасев П. И. Дактилогириды (Monogenea: Dactylogyridae) с нетипичным числом срединных крючьев, их происхождение и филогенетическое значение. Литературные данные // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 2. С. 146—157.
- Гусев А. В., Пугачев О. Н. Отряд Tetraonchidea // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР / Под ред. О. Н. Бауера. Л.: Наука, 1985. Т. 2. С. 253—268.
- Пугачев О. Н. О принципах морфофункционального анализа срединных крючьев низших моногеней // Исследование моногеней. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1988. Т. 177. С. 49—59.
- Пугачев О. Н., Русинек Е. В. Описание нового вида *Tetraonchus strelkowi* sp. n. (Monogenea: Tetraonchidae) с жабр ленка *Brachymystax lenok* из реки Тола (Монголия) // Паразитология. 2003. Т. 37, вып. 5. С. 436.
- Спасский А. А., Ройтман В. А. *Salmonchus skrjabini* nov. gen., nov. sp. (Monogenoidea) — новый паразит лососевых рыб // Работы по гельминтологии. К 80-летию акад. К. И. Скрабина. М., 1958. Т. 54. С. 354—359.
- Стрелков Ю. А. О систематике рода *Tetraonchus* Diesing, 1858 // Изв. ГосНИОРХ. 1963. Т. 54. С. 130—136.
- Boeger W. A., Kritsky D. C. Phylogeny and a revised classification of the Monogenoidea Burchowsky, 1937 (Platyhelminthes) // System. Parasitol. 1993. Vol. 26. P. 1—32.
- Ergens R. The species of the genus *Tetraonchus* Diesing, 1858 (Monogenoidea) recovered from fishes of Mongolia // Folia Parasitol. 1971a. Vol. 18. P. 138—148.
- Ergens R. Systematic problems of the family Tetraonchidae (Monogenoidea) // Folia Parasitol. 1971 b. Vol. 18. P. 191—192.

- Faith D. P., Cranston P. S. Could a cladogram this short have arisen by chance alone? On permutation tests for cladistic structure // *Cladistics*. 1991. Vol. 7. P. 1—28.
- Johnson G. D., Patterson C. Relationships of lower Euteleostean fishes // *Interrelationships of fishes* / Ed. by M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti, G. D. Johnson. Academic Press. 1996. P. 251—330.
- Kearn G. C. The adhesive mechanism of the monogenean parasite *Tetraonchus monenteron* from the gills of the pike (*Esox lucius*) // *Parasitol.* 1966. Vol. 56. P. 505—510.
- Kritsky D. C., Lim S. L. H. Phylogenetic position of Sundanonchidae (Platyhelminthes: Monogenoidea: Dactylogyridea) with report of two species of Sundanonchus from toman, *Channa micropeltes* (Channiformes: Channidae) in Malaysia // *Invertebrate Biol.* 1995. Vol. 114, N 4. P. 285—294.
- Nelson J. S. *Fishes of the world*. Third Edition. Publ.: John Wiley and Sons, Inc. 1994. 600 p.
- Nixon K. C. WINCLADA. Version 0.9.9b. Programm and documentation in cladistic. com. New York: Ithaca, 1999.
- Sanderson M. J., Donoghue M. J. Patterns of variation in levels of homoplasy // *Evolution*. 1989. Vol. 43. P. 1781—1795.
- Simmons N. B., Geisler J. H. Sensetive analysis of different methods of coding taxonomic polymorphism: an example from higher-level bat phylogeny // *Cladistics*. 2002. Vol. 18. P. 571—584.
- Swofford D. L. PAUP: phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Version 4.0b9. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. 1998.
- Yeates D. K. Why remove autapomorphies? // *Cladistics*. 1992. Vol. 8. P. 387—389.
- Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Поступила 12 XII 2003

PHYLOGENETIC ANALYSES OF THE FAMILY TETRAONCHIDAE (PLATYHELMINTHES: MONOGENEA)

P. I. Gerasev

Key words: Monogenea, Tetraonchidae, phylogeny.

SUMMARY

A phylogenetic reconstruction of the monogenean family Tetraonchidae was carried out by methods of parsimony-based cladistics. The analysis included 20 species of tetraonchids and two out-groups (*Sundanonchus tomanorum* and *Dactylogyryrus amphibothrium*) and was based on 34 morphofunctional characters. Software PAUP 4.0 and Winclada were used for the phylogenetic reconstructions. Obtained results allow proposing a preliminary phylogenetic hypothesis of the family Tetraonchidae along with the discussion of host-parasite association. According to the current taxonomic view, the family Tetraonchidae included two genera. Cladistic analysis showed a monophyly of the family and the genus *Tetraonchus* Diesing, 1858. Two representative of the former genus, *Tetraoncus monenteron* and *T. borealis*, parasitize the pikes (Esocoformes: Esocidae) and the grayling (Salmonidae: Thymallinae) respectively. The genus *Salmonchus* Spassky et Roytman, 1958 has a complicated structure and its intrageneric relationships were not completely resolved; in general, the analysis allows to recognise several species groups: *Salmonchus oncorhynchi* — the parasite of the *Oncorhynchus masou* smolt living during the first year of life in fresh water; four species (*S. variabilis*, *S. gussevi*, *S. grumosus*, *S. alaskensis*) inhabiting specifically the whitefishes (Salmonidae: Coregoninae); all reminder of *Salmonchus* species occurring on the salmons (Salmonidae: Salmoninae). The bootstrap test gives a support only for the following clades: family Tetraonchidae (75 %), genus *Tetraonchus* (88 %); a group of *Salmonchus* species associated with the whitefishes (93 %) and grouping of four species (*S. huhonis*, *S. pseudolenoki*, *S. skrjabini* and *S. lenoki*) from the lenoks (*Brachymystax*) and taimens (*Hucho*) (61 %).